不同温度下松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系和 两性生殖品系对米蛾卵的寄生功能反应

谢丽娜[#],董辉[#],钱海涛,闫京京,丛斌^{*}(沈阳农业大学植物保护学院,沈阳110866)

摘要: 赤眼蜂部分蜂种或品系受 Wolbachia 侵染营孤雌产雌生殖。通过室内试验分析了在 4 个恒温(20, 25, 30 和 35℃)下松毛虫赤眼蜂 Trichogramma dendrolimi 两性生殖品系和孤雌产雌品系对米蛾 Corcyra cephalonica 卵的寄生功能反应,旨在比较不同温度两品系的寄生功能反应差异,评价孤雌产雌品系在生物防治中的应用潜力。结果表明:松毛虫赤眼蜂两个品系对米蛾卵寄生作用均随寄主密度的增加而增大;随温度的升高松毛虫赤眼蜂两品系的功能反应类型由 III 型改变为 II 型。孤雌产雌品系以 30℃的处置时间最短(0.0207 d),最大日寄生量为 48.31 粒卵,其次是 25℃,35℃最小;两性生殖品系以 25℃的处置时间最短(0.0188 d),最大日寄生量为 53.08 粒卵,其次是 30℃,20℃最小;松毛虫赤眼蜂两品系的寄生功能反应存在显著差异,30℃下孤雌产雌品系为 II 型功能反应而两性生殖品系为 II 型 II 型功能反应而两性生殖品系为 II 型 II 型功能反应而两性生殖品系为 II 型 II 型功能反应而

关键词: 松毛虫赤眼蜂; Wolbachia; 功能反应; Holling 圆盘方程; 温度

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2013)03-0263-07

Functional response of thelytokous and arrhenotokous strains of *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to eggs of *Corcyra cephalonica* (Lepidoptera: Pyralidae) at different temperatures

XIE Li-Na[#], DONG Hui[#], QIAN Hai-Tao, YAN Jing-Jing, CONG Bin^{*} (College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: Thelytokous forms of *Trichogramma* are often associated with the presence of endosymbiotic *Wolbachia* bacteria. Laboratory tests were conducted to evaluate the functional response of thelytokous and arrhenotokous strains of T. dendrolimi by using the factitious host, Corcyra cephalonica, at four constant temperatures (20, 25, 30 and 35°C). The results showed that the parasitism efficiency increased with increasing host egg density. Type \mathbb{II} functional response turned to type \mathbb{II} for both strains of T. dendrolimi with increasing temperature. For the thelytokous strain, the handling time was the shortest (0.0207 d) at 30°C, and the parasitization rate was the highest (48.31 eggs parasitized per day) at 30°C but the lowest at 35°C. However, for the arrhenotokous strain, the handing time was the shortest (0.0188 d) at 25°C, and the parasitization rate was the highest (53.08 eggs parasitized per day) at 25°C but the lowest at 20°C. There was a significant difference in functional response between the two strains (at 30°C, the thelytokous strain, type \mathbb{II} ; the arrhenotokous strain, type \mathbb{III}). The handling time of the thelytokous strain was significantly longer than that of the arrhenotokous strain at 25°C and 35°C (P<0.05), while the situation was reversed at 30°C. These results demonstrate that the functional response of T. dendrolimi is significantly affected by host density, temperature and Wolbachia infection.

Key words: Trichogramma dendrolimi; Wolbachia; functional response; Holling disc equation; temperature

基金项目: 国家自然科学基金项目(30971962); 农业部公益性行业科研专项(201303026)

作者简介:谢丽娜,女,1988 年生,内蒙古赤峰人,硕士研究生,研究方向害虫生物防治,E-mail: shelinaa@126.com; 董辉,男,1978 年生,河北保定人,博士,讲师,研究方向害虫生物防治,E-mail: biocontrol@163.com

[#]并列第一作者 Authors with equal contribution

^{*}通讯作者 Corresponding author, E-mail: bin1956@163.com

收稿日期 Received: 2012-12-02; 接受日期 Accepted: 2013-02-15

赤眼蜂属 Trichogramma spp. 寄生蜂是一类卵寄生性天敌昆虫,广泛用于防治鳞翅目害虫。赤眼蜂除具有孤雌产雄和两性产雌的生殖模式外,部分蜂种或品系受 Wolbachia 调控营孤雌产雌生殖(Stouthamer et al., 1993; 丛斌等, 1998)。与两性生殖赤眼蜂相比,孤雌产雌生殖赤眼蜂具有较高的种群增长率、在低密度下进入新生境易建立种群和降低生产成本等潜在优势,所以 Wolbachia 诱导孤雌产雌被认为是提高赤眼蜂生防效能的有效途径(Stouthamer et al., 1993;潘雪红等, 2007)。

Wolbachia 侵染对赤眼蜂除性别调控外, 对其 他生物学、生态学特性也存在影响。Hoogenboom等 (1998)研究表明 Wolbachia 共生的赤眼蜂品系在生 殖力和寄生能力上均较非共生品系显著降低;而 Silva 等(2000)比较了实验室和温室条件下 T. cordubensis 和 T. deion 的 Wolbachia 共生品系和正常 品系的生殖能力、扩散能力和寄生能力,结果表 明, 尽管 Wolbachia 共生导致生殖力降低, 但由于 扩散能力和实际寄生能力的提高, 反而使其生物防 治能力增加。van Hezewijk 等(2000)报道 T. minutum 孤雌产雌生殖品系的爬行和搜寻速度显著 高于其孤雌产雄品系。Hohmann 等(2001)通过比 较感染 Wolbachia 品系和未感染品系对 T. kaykai 存 活率和繁殖的影响,表明未感染品系的繁殖率高于 感染品系, 卵的发育速率更快, 但寿命明显短于感 染的品系。De Almeida (2004)的研究表明 Wolbachia 对 T. atopovirilia 的爬行速度、对寄主卵 的探刺以及产卵等行为经过长期适应后几乎不会造 成影响。藩雪红等(2007)通过研究 Wolbachia 感染 对 T. confusum 寿命、生殖力和嗅觉反应的影响,表 明 Wolbachia 侵染可诱导 T. confusum 行不完全孤雌 产雌生殖,增加子代雌性比例,但寿命和繁殖力上 均较非感染品系显著降低,且对嗅觉反应产生负面 影响。

研究不同猎物(或寄主)密度下捕食者(或寄生者)捕食(或寄生)效应可评价天敌的生防效能,例如功能反应(Holling, 1959; Farrokhi, 2010)。因具有合适的理论模型和可靠的数据分析方法,功能反应能准确地得出天敌的搜寻能力、处理速率及影响这两个因素的因子,已成为评价天敌对害虫控制效能的重要指标(王国红和涂小云, 2005)。松毛虫赤眼蜂 T. dendrolimi 是目前在我国研究最为深入,应用范围最广,工厂化、商业化程度最高的一种赤眼蜂(刘树生和施华祖, 1996; 张海燕, 2006)。但有

关松毛虫赤眼蜂功能反应方面的报道较少(欧海英等,2005),而对松毛虫赤眼蜂功能反应的研究可为生产上确定合理的放蜂数量提供科学依据,为该蜂的有效利用及繁殖提供一定的指导意义。功能反应受各种生物或非生物因子影响而表现出不同,此外因存在遗传和表型差异,功能反应还可以用来比较不同种类或品系间的差异(Farrokhi,2010)。

因此,本文研究了不同恒温下松毛虫赤眼蜂孤雌产 雌品 系 和 两 性 生 殖 品 系 对 米 蛾 Corcyra cephalonica 卵寄生功能反应,旨在评价寄主密度、温度和 Wolbachia 对该蜂寄生能力的影响,为受 Wolbachia 侵染营孤雌产雌生殖的松毛虫赤眼蜂在生物防治中提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 蜂种:本研究中供试的松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系、松毛虫赤眼蜂两性生殖品系和米蛾均由沈阳农业大学害虫生物防治研究室提供。其中,松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系简称为 TdW^+ ,松毛虫赤眼蜂两性生殖品系简称为 Td。

1.1.2 制备米蛾卵卡: 取新鲜米蛾卵(<24 h)均匀播撒在涂有天然桃胶的纸卡上制备米蛾卵接蜂卡,蜂卡用 18 W 的紫外灯 15 cm 处照射处理 30 min,备用。

1.2 试验方法

共设 5 个米蛾卵密度处理,即每个指形管 (Φ 1.0 cm×4.5 cm)内分别接入粘有 5, 10, 20, 40 和 60 粒的米蛾卵卡。每个米蛾卵密度处理分别接入1 头 TdW^+ 或 1 头已经交配的 Td 雌蜂(羽化当天),置于人工气候箱内,设 20, 25, 30 和 35 ± 1 $^{\circ}$ 4 个温度梯度,相对湿度 75% ± 5%,光周期 16L: 8D。每个处理重复 10 次。待寄生蜂寄生 24 h 后移出雌蜂,并将指形管置于 25 ± 1 $^{\circ}$ (相对湿度和光周期同上)继续培养,统计寄生数(以米蛾卵变黑为寄生标准)。

1.3 数据分析

试验数据均采用 SAS V9.0 统计软件进行分析。功能反应数据分析包括两个步骤:首先对试验原始数据采用 Logistic 回归法确定功能反应的类型(Juliano, 2001),即以下列多项式函数(1)对寄主被寄生的数量与猎物的初始密度进行回归分析:

$$\frac{Na}{N_0} = \frac{exp(P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3)}{1 + exp(P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3)} \tag{1}$$

式中: Na 为被寄生的米蛾卵数; N_0 为松毛虫赤眼蜂的初始密度, P_0 , P_1 , P_2 和 P_3 为参数, 采用最大似然估计进行参数估计(PROC Logistic, SAS Institute, 1999)。根据参数正负判断功能反应类型: $P_1 = 0$ 时为 \mathbb{I} 型功能反应; $P_1 < 0$ 时为 \mathbb{I} 型功能反应; $P_1 > 0$, $P_2 < 0$ 时为 \mathbb{II} 型功能反应(Juliano, 2001)。

确定功能反应类型后,选择合适的功能反应方程利用非线性最小二乘回归方法 (PROC NLIN) (SAS Institute, 1999) 估计功能反应参数瞬间攻击率 a'和处置时间 T_h 。本试验中米蛾卵密度不发生改变 (寄主密度随时间推移不发生改变),故对 II 型功能反应采用式 (2) Holling 圆盘方程进行拟合 (Holling, 1959),III型功能反应中的瞬间攻击率随猎物密度变化而变化,将式 (3)带入式 (2)即为 III型功能反应方程 (4) (Hassell *et al.*, 1977):

$$Na = a'TN_0/1 + a'T_hN_0 (2)$$

$$a' = bN_0/1 + cN_0 (3)$$

$$Na = bTN_0^2/1 + cN_0 + bT_bN_0^2 \tag{4}$$

式中: Na 为被寄生的米蛾卵数量; N_0 为米蛾卵密度; T 为供寄生的时间(即试验持续时间, 1 d); a'为瞬间攻击率; T_h 为处置时间; b 和 c 为常数。

用以下方程比较松毛虫赤眼蜂 Td 和 TdW^+ 的功能反应(Juliano, 2001; Farrokhi, 2010),利用式(5)对 II 型功能反应进行比较,III 型功能反应用式

(6)比较:

$$Na = \frac{\left[a' + D_a(j) \right] T N_0}{1 + \left[a' + D_a(j) \right] \left[T_h + D_{T_h}(j) \right] N_0}$$
 (5)

$$Na = \frac{[b + D_b(j)]TN_0^2}{1 + [b + D_b(j)][T_h + D_{T_h}(j)]N_0^2}$$
 (6)

式中: j 为指示变量(设 Td 品系为 0, TdW^+ 品系为 1),参数 D_b , $D_{a'}$ 和 D_{T_h} 用来衡量两品系间差异,如 Td 品系的处置 T_h ,则 TdW^+ 的处置时间为 $T_h + D_{T_h}$,若 D_b , $D_{a'}$ 和 D_{T_h} 与零之间差异不显著(即其95%置信区间包括 0),说明两品系间存在不显著差异。不同恒温下对米蛾卵寄生量的差异显著性进行 ANOVA 方差分析。

2 结果

2.1 不同温度松毛虫赤眼蜂对米蛾卵的寄生功能 反应类型

利用 Logistic 模型对试验数据进行回归分析,结果见表 1。松毛虫赤眼蜂 TdW^+ 品系在 20° 和 25° 为 II 型功能反应类型,因 $P_1 > 0$, $P_2 < 0$;随温度的升高即 30° 元 35° 功能反应类型变为 II 型功能反应,因 $P_1 < 0$ 。Td 品系在低温均为 III 型功能反应,当温度为 35° 高温时功能反应类型变为 II 型功能反应(表 2)。将方程求得的理论值与实测值进行卡方检验, χ^2 值均小于相应自由度下的 χ^2 值 $(\chi^2_{0.05,4} = 9.49)$ (表 2),说明所选择的功能反应方程拟合效果良好。

表 1 松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系(TdW⁺)和两性生殖品系(Td)对米蛾卵寄生率与初始密度的 Logistic 回归结果 Table 1 Results of Logistic regression analyses indicating estimates and standard errors of linear and quadratic coefficients for the proportion of Corcyra cephalonica eggs parasitized by thelytokous (TdW⁺) and arrhenotokous (Td) strains of Trichogramma dendrolimi

温度(℃) Temperature	参数 - Parameters	TdW^+				Td			
		估计值 Estimate	SE	χ^2	P值 P value	估计值 Estimate	SE	χ^2	P值 P value
	P_1	0.2895	0.2087	1.9249	0.1653	0.1468	0.1794	0.6699	0.4131
20	P_2	-0.0113	0.0069	2.6887	0.1011	-0.0037	0.0059	0.4077	0.5323
	P_{1}	0.0110	0.1792	0.0038	0.9510	0.0937	0.1768	0.2807	0.5963
25	P_2	-0.0118	0.0059	0.0398	0.8418	-0.0030	0.0058	0.2655	0.6064
	P_{1}	-0.0184	0.1874	0.0096	0.9218	0.2397	0.1836	1.7033	0.1919
30	P_2	0.0008	0.0062	0.0188	0.8910	-0.0079	0.0060	1.7696	0.1834
	P_{1}	-0.6315	1.2523	0.2543	0.6141	-0.0315	0.2083	0.0299	0.8798
35	P_2	0.0226	0.0442	0.2604	0.6099	0.0002	0.0070	0.0007	0.9782

表 2 不同温度下松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系(TdW^+)和两性生殖品系(Td)对米蛾卵的寄生功能反应类型及参数
Table 2 Estimates of the functional response type and parameters for thelytokous (TdW^+) and arrhenotokous (Td) strains of Trichogramma dendrolimi to Corcyra cephalonica at different constant temperatures

品系 温度(℃) Strain Temperatur		功能反应类型 Functional	功能反应参数 Functional response parameters		a' (d ⁻¹)	$T_h(d)$	r	$Na_{ m max}$	<i>x</i> ²
	remperature	response type	b	c					
TdW+	20	Ш	0.0119 ± 0.0133	0.1675 ± 0.0582	_	0.0594 ± 0.7416	0.9799	1.68	4. 1576
	25	Ш	0.0488 ± 0.1453	0.0339 ± 0.6519	_	0.0829 ± 0.0560	0.9929	12.06	0.0466
	30	П	_	_	0.3443 ± 0.1504	0.0207 ± 0.0155	0.9641	48.31	0.0061
	35	П	_	-	0.0333 ± 0.3179	4.1443 ± 0.0303	0.4651	0.24	5.9774
Td	20	Ш	0.0170 ± 0.1186	0.0919 ± 0.5305	-	0.1498 ± 0.0685	0.9974	6.68	0.0809
	25	Ш	0.4765 ± 0.3825	1.3839 ± 0.5847	_	0.0188 ± 0.0213	0.9973	53.08	0.0069
	30	III	14.259 ± 0.2194	43.797 ± 0.9814	-	0.0275 ± 0.0370	0.9944	36.36	0.0241
	35	I	_	_	0.3021 ± 0.1923	0.0698 ± 0.0200	0.9950	14.33	0.0136

表中数据为平均值 \pm 标准误 Data in the table are mean \pm SE. a': 瞬间攻击率 Instantaneous attack rate; T_h : 处置时间 Handling time; r: 相关系数 Coefficient; Na_{\max} : 最大日寄生量 Maximum number of eggs laid per day.

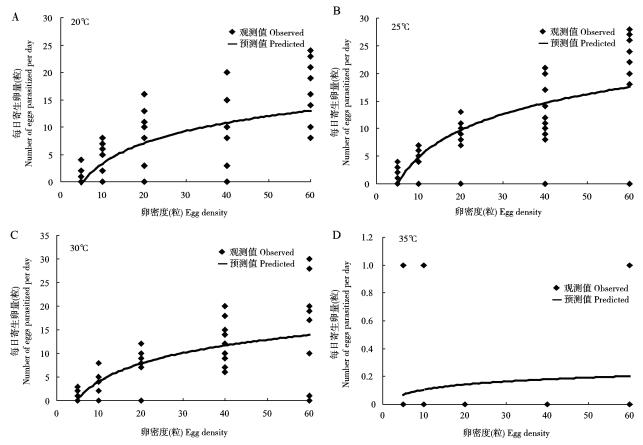


图 1 不同温度和寄主密度下松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系(TdW+)对米蛾卵的寄生作用

Fig. 1 Parasization of the thelytokous strain (TdW^+) of $Trichogramma\ dendrolimi$ on $Corcyra\ cephalonica\ eggs$ of different densities at different constant temperatures

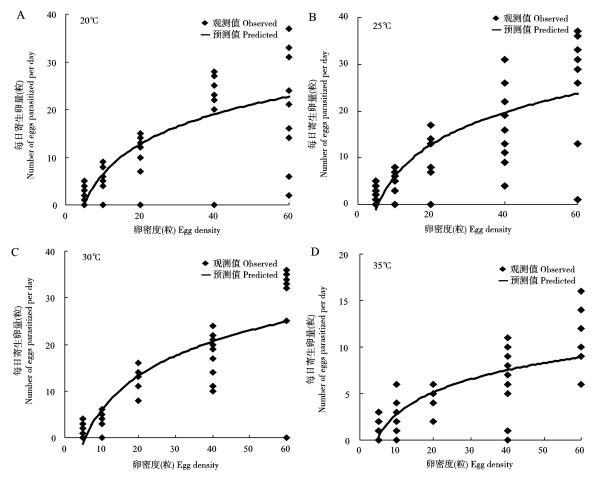


图 2 不同温度和寄主密度下松毛虫赤眼蜂两性生殖品系(Td)对米蛾卵的寄生作用

Fig. 2 Parasitization of the arrhenotokous strain (Td) of Trichogramma dendrolimi on different densities of

Corcyra cephalonica eggs at different constant temperatures

2.2 不同寄主密度及温度对松毛虫赤眼蜂寄生功能反应的影响

松毛虫赤眼蜂 TdW^+ 和 Td 两个品系在不同寄主密度和温度下对米蛾卵的寄生作用结果见图 1 和图 2。从图中可以看出,在供试温度梯度下,两个品系对米蛾卵的寄生作用均随寄主密度的增加而增大;不同温度条件下两个品系对米蛾卵寄生量的方差分析结果表明温度对寄生量存在显著影响(F_{TdW^+} = 5. 932,P < 0. 01; F_{Td} = 4. 235,P < 0. 05)。不同温度下两个品系对米蛾卵的寄生功能反应参数估计结果见表 2。

瞬时攻击率 a'和处置时间 T_h 是评价天敌对寄主寄生功能反应的主要参数,瞬时攻击率 a'越大处置时间 T_h 越短时寄生效果越好(Juliano, 2001)。由表 2 可知,在 20 ~ 25 $^{\circ}$ 范围内随温度的增加, TdW^{+} 品系的瞬时攻击率 a'增加,而处置时间 T_h 减小,在 30 ~ 35 $^{\circ}$ 范围内随温度的增加,其瞬时攻击

率 a'降低,而处置时间 T_h 增大, TdW^+ 品系以 30% 的处置时间 T_h 最短,为 0.0207 d,最大日寄生量为 48.31 头,即此时寄生效果最好,其次是 25%, 35%最差;Td 品系的瞬时攻击率 a'和处置时间 T_h 随温度改变呈现无规律变化,以 25% 的处置时间 T_h 最短,为 0.0188 d,最大日寄生量为 53.08 头,寄生效果最好,其次是 30%,20% 最差。

2.3 松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系和两性生殖品系 对米蛾卵寄生功能反应比较

由表 3 可知,20℃下 D_b 和 D_{T_b} 的 95% 置信区间包含 0,说明两品系的在此温度下无显著性差异。25 和 35℃下 TdW^+ 品系的瞬时攻击率显著小于 Td 品系,且处置时间显著长于 Td 品系。在 30℃下两品系的功能反应类型不同, TdW^+ 品系功能反应为 \mathbb{H} 型,功能反应类型不同则参数瞬时攻击率含义不同,所以无法进行比较,但此时 Td 品系的处置时间显著长于 TdW^+ 品系。

Table 3	Trichogramma dendrolimi at different constant temperatures
Table 3	Comparison on functional response parameters of thelytokous (TdW^{+}) and arrhenotokous (Td) strains of
	表 3 不同温度下松毛虫亦眼蜂抓雌产雌品系(IaW)和两性生殖品系(Ia)切能反应参数比较

温度(℃) Temperature	与对照的差异及其置信区间 Difference from the control and the confidence interval					
remperature	$D_{a'}(95\% \text{ CI})$	D _b (95% CI)	$D_{T_h}(95\%\mathrm{CI})$			
20	-	0.0051 (-0.0175 -0.0042)	0.0904 (-0.1568 -0.0238)			
25	-	0.4277 (-0.0083 -0.7013)	-0.0641 (0.0531 -0.1043)			
30	-	-	0.0068 (0.0006 - 0.0047)			
35	0.2688 (0.0053 - 0.0723)	-	-4.0745 (0.1268 -0.4126)			

 $D_{a'}$ 和 D_{b} 分别用来衡量 II 型和 III 型功能反应下两品系间瞬间攻击率差异; D_{T_h} 用来衡量两品系间处置时间差异;95% 置信区间包含 0 则说明两品系间差异不显著。 $D_{a'}$ and D_{b} denote the difference in the instantaneous attack rate between two strains in Type II and Type III functional response, respectively, and D_{T_h} denotes the difference in the handling time between two strains. If zero is included in 95% CI, it indicates no significant difference between two strains.

3 讨论

天敌的功能反应是评价天敌对害虫的控制效能的一项基础性研究,是了解天敌-猎物种群数量动态的重要内容(Farrokhi, 2010)。本研究结果表明,寄主密度、温度和 Wolbachia 对松毛虫赤眼蜂的功能反应均有明显的影响。两个品系均随着米蛾卵密度的增加,寄生量增大,所以在利用米蛾繁殖两品系时应注意合适的蜂卵比,米蛾卵密度过低会抑制寄生效率。

环境温度不仅影响昆虫的生长发育和繁殖,同 时还可改变天敌对害虫的功能反应类型 (Mohaghegh et al., 2001)。本试验中松毛虫赤眼蜂 两个品系对米蛾卵的寄生功能反应均随温度升高由 Ⅲ型转变为Ⅱ型反应。天敌的功能反应多为Ⅱ型, Ⅲ型反应报道较少。Ⅲ型功能反应多为脊椎动物, 是密度制约的,随着寄主密度的增加,瞬时攻击率 增加处置时间缩短(丁岩钦, 1994), 其寄生效率随 着寄主卵密度的增加,呈现先加速,再匀速,最后 与Ⅱ型反应一样呈现减速增长的趋势,Ⅲ型反应之 所以出现如此增长方式是由于在一定的卵密度范围 内,随着寄主卵密度的增加,搜索能力增大 (Hassell et al., 1977)。对不同环境条件的适应性存 在着差异可能会影响寄生天敌的搜索行为(张荆 等, 1983), 所以环境条件变化尤其温度的变化对 搜索行为产生显著性影响(苟雪琪, 1986), 松毛虫 赤眼蜂两品系通过调整自身的生物学特性以适应不 同的温度条件可能是导致功能反应类型转变的原 因。另外 Moezipour 等(2008)通过研究不同温度条件下甘蓝夜蛾赤眼蜂 T. brassicae 对麦蛾 Sitotroga cerealella 的寄生功能反应表明,25 $^{\circ}$ $^{\circ}$

瞬时攻击率最大处置时间最短时为最适温度 (Moezipour et al., 2008)。 TdW^+ 的最适温度为 30%,此时寄生量最大,其次是 25%,而 35%时几乎无寄生现象,这可能是由于 35%高温影响松毛虫赤眼蜂中 Wolbachia 活性使其丧失孤雌产雌能力而无法有效寄生(张海燕和丛斌,2006)。Td 品系的最适温度为 20%。在利用米蛾繁殖两品系时,应选择各自适宜的温度进行培育,以获得更好的效果。

通过比较松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系和两性生殖品系对米蛾卵寄生功能反应表明 Wolbachia 影响松毛虫赤眼蜂的功能反应。不同温度条件下松毛虫赤眼蜂孤雌产雌品系和两性生殖品系对米蛾卵的处置时间存在显著差异。除 20° C 两品系无显著性差异外,在 25° C 和 35° C TdW^{+} 品系处置时间显著长于 Td 品系,即 TdW^{+} 品系寄生米蛾卵时花费的时间长于 Td 品系, 30° 反之,所以为取得良好的防治效果可

据环境条件选择合适的品系。Farrokhi(2010)研究表明,感染 Wolbachia 的甘蓝夜蛾赤眼蜂对麦蛾的处置时间也相对长于未感染 Wolbachia 的品系,感染及未感染 Wolbachia 两品系的体型大小不同,认为受 Wolbachia 感染的品系由于个体较小(例如随着体型的减小其产卵器的长度变短)而使寄生所花费时间增长。

参考文献 (References)

- Cong B, Sthouthamer R, Schilthuizen M, 1998. Parthenogenesis of wasps and Wolbachia. In: Cheng DF ed. Prospects of Plant Protection in 21st Century. China Science and Technology Press, Beijing. 666 669. [丛斌, Stouthamer R, Schilthuizen R, 1998. Wolbachia 与寄生蜂的孤雌生殖. 见:程登发 主编. 植物保护21世纪展望. 北京:中国科学技术出版社. 665 669]
- De Almeida RP, 2004. Trichogramma and Its Relationship with Wolbachia: Identification of Trichogramma Species, Phylogeny, Transfer and Costs of Wolbachia Symbionts. PhD Dissertation, Wageningen University, Netherlands.
- Ding YQ, 1994. Mathematical Ecology of Insects. Science Press, Beijing. 257 264. [丁岩钦, 1994. 昆虫数学生态学. 北京: 科学出版社. 257 264]
- Farrokhi S, 2010. Evaluation of Wolbachia Impact on Biological Characteristics of Thelytokous Trichogramma brassicae. University of Tehran, Tehran, Iran.
- Gou XQ, 1986. Bionomics of *Trichogramma ostriniae* Pang et Chen. Chinese Journal of Biological Control, 2: 148 151. [苟雪琪, 1986. 玉米螟赤眼蜂的生 物学特性观察. 生物防治通报, 2: 148 151]
- Hassell MP, Lawton JH, Beddington JR, 1977. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J. Anim. Ecol.*, 46: 249 262.
- Hoffmann CL, Luck RF, Stouthamer R, 2001. Effect of Wolbachia on survival and reproduction of Trichogramma kaykai Pinto and Stouthamer (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Neotropical Entomology, 30(4): 607-612.
- Holling CS, 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91: 385 398.
- Hoogenboom A, Silva IMMS, van Meer MMM, Roskam MM, Stouthammer R, 1998. Quality assessments of Wolbachia infected versus non-infected lines of Trichogramma deion. Proc. Exper. Appl. Entomol., 9: 99 – 104.
- Juliano SA, 2001. Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. In: Scheiner SM, Gurevitch J eds. Design and Analysis of Ecological Experiments. 2nd ed. Oxford University Press, New York. 178 – 196.
- Liu SS, Shi ZH, 1996. Recent developments in research and utilization of *Trichogramma* spp. *Chinese Journal of Biological Control*, 12 (2): 78-84. [刘树生, 施祖华, 1996. 赤眼蜂研究和应用进展. 中国生物防治, 12(2): 78-84]

- Moezipour M, Kafil M, Allahyari H, 2008. Functional response of Trichogramma brassicae at different temperatures and relative humidities. Bulletin of Insectology, 62(2): 245-250.
- Mohaghegh J, De Clercq P, Tirry L, 2001. Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae): effect of temperature. *J. Appl. Entomol.*, 125: 131-134.
- Ou HY, Yuan L, Luo M, Cen YJ, He YR, Tian MY, 2005. Parasitizing capacity of several trichogrammatid species on *Ocinara varians*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(5): 669 672. [欧海英,阮琳,罗梅,岑伊静,何余容,田明义,2005. 几种赤眼蜂对灰白蚕蛾寄生能力的影响. 昆虫知识,43(5): 669 672]
- Pan XH, He YR, Chen KW, Pan F, Pan M, 2007. Effect of Wolbachia infection on longevity, fecundity and olfactory response of Trichogramme confusum (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Acta Entomologica Sinica, 50(3): 207-214. [潘雪红,何余容,陈科伟,潘飞,盘梅, 2007. Wolbachia 感染对拟澳洲赤眼蜂寿命、生殖力和嗅觉反应的影响. 昆虫学报, 50(3): 207-214]
- SAS Institute, 1999. User's Guide, Version 8.0. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Silva IMMS, van Meer MMM, Roskam MM, Hoogenboom A, Gort G, Stouthamer R, 2000. Biological control potential of Wolbachiainfected versus uninfected wasps: laboratory and greenhouse evaluation of Trichogramma cordubensis and T. deion and strains. Biocontrol Sci. Technol., 10: 223 – 228.
- Stouthamer R, Breruwer JAJ, Luck RE, Werren JH, 1993. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. *Nature*, 361: 66 – 68.
- van Hezewijk BH, Bourchier RS, Smith SM, 2000. Searching speed of *Trichogramma minutum* and its potential as a measure of parasitoid quality. *Biological Control*, 17: 139 46.
- Wang GH, Tu XY, 2005. Functional responses of *Pediobius foveolatus* to *Henosepilachna vigintioctopunctata*. *Chinese Journal of Ecology*, 24 (7): 736-740. [王国红,涂小云,2005. 瓢虫柄腹姬小蜂对茄二十八星瓢虫功能反应的研究. 生态学杂志,24(7): 736-740]
- Zhang HY, Cong B, Tian Q, Fu HB, Dong H, 2006. Effect of temperature on the population parameters of *Trichogramme dendrolimi* infected by *Wolbachia*. *Acta Entomologica Sinica*, 49 (3): 433-437. [张海燕,丛斌,田秋,付海滨,董辉,2006. 温度对感染沃尔巴克氏体的松毛虫赤眼蜂种群参数的影响. 昆虫学报,49 (3): 433-437]
- Zhang J, Wang JL, Liu GC, Yan Y, 1983. Influences of the humidities and temperature-humidity combinations on *Trichogramma ostriniae* Pang et Chen (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Natural Enemies of Insects*, 5: 129 134. [张荆, 王金玲, 刘广纯, 阎颖, 1983. 湿度和温湿组合对玉米螟赤眼蜂的影响. 昆虫天敌, 5: 129 134]

(责任编辑: 袁德成)